

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2007
XVI**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
362
EXPRESS-ISSUE

СОДЕРЖАНИЕ

- 759-783 Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus*.
О.А.ШЕМЯКИНА, Е.А.МАРОЧКИНА,
И.В.ЗАЦАРИННЫЙ, Н.В.ЧЕЛЬЦОВ
- 783-784 Встреча сапсана *Falco peregrinus* в Павловском парке (Санкт-Петербург). Т.П.ДЬЯКОНОВА
- 784-785 Использование кряквами *Anas platyrhynchos* локального пищевого апвеллинга.
А.Г.РЕЗАНОВ
- 786-787 Сроки весеннего пролёта птиц в низовьях реки Заравшан. С.БАКАЕВ
- 787 О пролёте краснозобой казарки *Rufibrenta ruficollis* в Кургальджинском заповеднике.
Н.Н.АНДРУСЕНКО
-

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X V I
E x p r e s s - i s s u e

2007 № 362

CONTENTS

- 759-783 The mechanisms of ecological segregation of four
sympatric tit species – *Parus major*, *P. caeruleus*,
P. montanus and *P. cristatus*.
O.A.SHEMYAKINA, E.A.MAROCHKINA,
I.V.ZATSARINNY, N.V.CHELTSOV
- 783-784 The record of the peregrine falcon *Falco peregrinus*
in Pavlovsk park, St.-Petersburg.
T.P.DJAKONOVA
- 784-785 Using of local upwelling by feeding mallards
Anas platyrhynchos. A.G.REZANOV
- 786-787 Spring arrival of birds in Lower Zaravshan,
Bukhara region. S.BAKAEV
- 787 On migration of the red-breasted goose *Rufibrenta*
ruficollis through Kurgaldgin Reserve.
N.N.ANDRUSENKO
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus*

О.А.Шемякина¹⁾, Е.А.Марочкина²⁾,
И.В.Зацаринный²⁾, Н.В.Чельцов²⁾

¹⁾ Псковский государственный педагогический университет,
ул. Советская, д.21, Псков, 180000, Россия

²⁾ Рязанский государственный университет,
ул. Свободы, 46, Рязань, 390000, Россия

Поступила в редакцию 26 июня 2007

Синицы относятся к достаточно хорошо изученной группе птиц. Наиболее полно исследованы такие аспекты их экологии, как биотопическая приуроченность, гнездование, питание, зимняя экология (Hartley 1953; Иноземцев 1962; Royama 1970; Sæther 1982; Елаев 1997; Преображенская 1998; и др.). Кормовое поведение и микростациальная приуроченность синиц изучены в меньшей степени.

Цель данной работы – выявить с помощью концепции одномерной иерархической ниши отличия в кормовом поведении четырёх совместно обитающих видов синиц – большой *Parus major*, хохлатой *P. cristatus*, лазоревки *P. caeruleus* и пухляка *P. montanus* и проанализировать механизмы их экологической сегрегации в условиях совместного обитания. Московка *P. ater* в районе наших работ гнездится нерегулярно и в небольшом числе, поэтому данных по её микробиотопическому распределению и кормовому поведению у нас недостаточно.

Материал и методы

Исследования проводили в течение четырёх полевых сезонов в весенне-летний период (1999-2002 гг.) в Окском биосферном государственном природном заповеднике и в Псковском районе Псковской области. Для выявления биотопической приуроченности синиц было описано не менее 10 участков для каждого вида. При описании микростациальной приуроченности сделано описание 999 встреч: 176 встреч большой синицы, 159 – лазоревки, 416 – пухляка, 248 – хохлатой синицы. Общее время наблюдения за кормовым поведением птиц составило: для большой синицы 30.6 мин. (38 серий непрерывных наблюдений), для лазоревки 40.25 мин (51 серия), для пухляка 23.42 мин (82 серии), для хохлатой синицы 33.75 мин (74 серии). Всего зарегистрировано кормовых маневров: для пухляка – 2868, хохлатой синицы – 2289, лазоревки – 1778, большой синицы – 1248.

Методы исследования подробно описаны в предыдущих статьях (Марочкина, Чельцов 2004; Марочкина и др. 2006).

Результаты

Пространственное распределение

В районе наших исследований большая синица заселяла лиственные или смешанные леса со значительной долей лиственных пород. В чистых хвойных лесах не отмечена. Она предпочитала участки со средней сомкнутостью древостоя (0.4), развитым подлеском, который занимал в среднем около 40% площади участка. Лазоревка встречалась в лиственных и смешанных лесах на участках, где растут высокие лиственные деревья с раскидистой кроной. Высота деревьев в местах кормёжки лазоревки составляла в среднем 24 м, а высота крон лиственных деревьев – 11.6 м. Пухляк селился в лесах различного породного состава, немного чаще встречаясь в лиственно-еловых. Хохлатая синица обитала в хвойных лесах или в смешанных с преобладанием хвойных пород, сосновые леса предпочитала ельникам. Для неё имели значение густота и объём крон хвойных деревьев: в местах кормёжки хохлатых синиц эти показатели были в среднем в 2 раза выше, чем для всех описанных площадок с наличием хвойных пород.

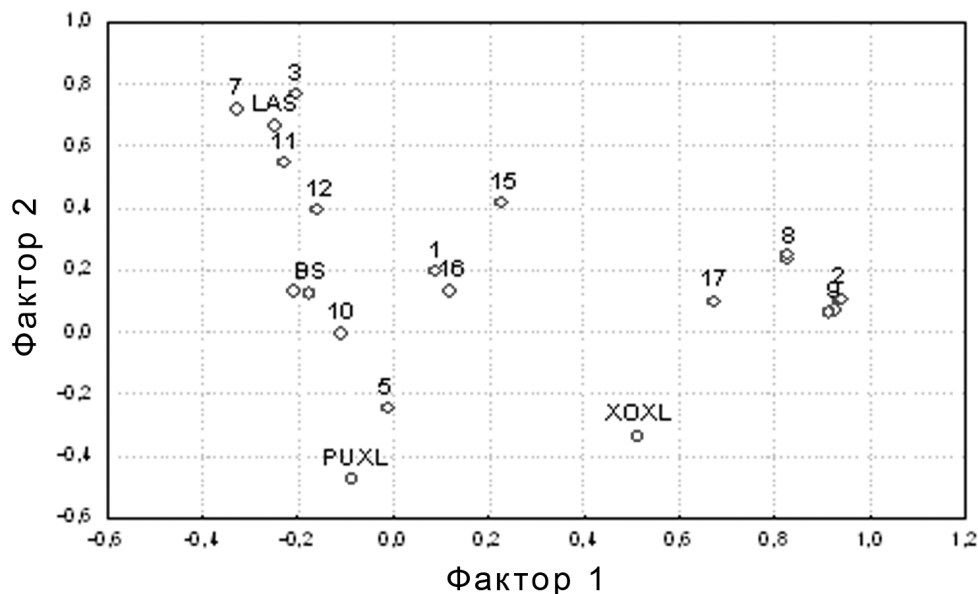


Рис. 1. Ординация синиц по первым двум факторам АГК.

LAS – лазоревка, BS – большая синица, PUXL – пухляк, XOXL – хохлатая синица.

1 – высота травы, 2 – густота сосен, 3 – высота первого яруса, 4 – густота хвойных деревьев, 5 – густота лиственных деревьев, 6 – объем крон хвойных деревьев, 7 – объем крон лиственных деревьев, 8 – объем крон сосен, 9 – густота первого яруса, 10 – густота второго яруса, 11 – объем крон хвойных деревьев 2 яруса, 12 – объем крон лиственных деревьев 2 яруса, 13 – густота всех деревьев, 14 – сомкнутость деревьев, 15 – высота подлеска, 16 – покрытие подлеском, 17 – наличие хвойных пород в подлеске.

С помощью факторного анализа были определены значимые переменные среды обитания, влияющие на выбор синицами местообитаний (рис. 1). Первый фактор отражает породный состав и сомкнутость древостоя, объясняет 27.2% дисперсии показателей. Фактор по-

казывает переход от густых хвойных к разреженным высокоствольным лиственным лесам. Отрицательные значения фактора соответствуют объёму крон лиственных деревьев (-0.34), высоте 1 яруса (0.21). Положительные значения фактора соответствуют преобладанию хвойных пород (0.94), объёму их крон (0.82), особенно сосен (0.94) с раскидистыми кронами (0.83), а также густоте 1 яруса (0.92) и густоте хвойных деревьев (0.94). По отношению к этому показателю хохлатая синица отчётливо отличается от остальных синиц, предпочитая густые хвойные, преимущественно сосновые леса (значение 1-й компоненты +0.51). Местообитания лазоревки и большой синицы приурочены к относительно разреженным лиственным лесам (отрицательные значения 1-й компоненты). По отношению к породному составу древостоя пухляк не обнаруживает заметных предпочтений (0.08). Он селится в самых разных лесах, немного чаще встречаясь в лиственно-еловых.

Второй фактор отражает степень развития крон лиственных деревьев и объясняет 12.8% дисперсии показателей. Положительные значения фактора соответствуют высоким деревьям первого и второго ярусов (0.82) с хорошо развитыми объёмными (0.69) и высокими кронами. Этот фактор является самым значимым для лазоревки. Эти птицы выбирают местообитания с положительными значениями данного фактора (0.67), т.е. выбор местообитаний связан с развитием крон лиственных деревьев. Хохлатая синица и пухляк избегают лиственных насаждений (отрицательные значения 2-й компоненты). Большая синица по данному фактору не имеет особых предпочтений (значение фактора +0.11).

Пространственное распределение большой синицы имеет положительную корреляцию с высотой первого (0.67) и остальных древесных ярусов (0.53), объёмом их крон (0.42), преобладанием лиственных пород (0.62), высотой (0.66) и объёмом их крон (0.44), покрытием подлеском (0.48) и отрицательную – с густотой древостоя (-0.51), количеством хвойных деревьев на участке (-0.68).

У лазоревки существует положительная корреляция с преобладанием лиственных деревьев в первом ярусе (0.78), высотой деревьев (0.82), высотой (0.79) и объёмом их крон (0.61) и отрицательная – с присутствием хвойных пород (-0.37) и густым подлеском (-0.50).

Корреляционный анализ не выявил тесной (>0.7) и средней силы (0.5-0.7) связи выбора местообитаний пухляком ни с одной из анализируемых (рассматриваемых) характеристик растительности. Значимыми для пухляка оказались разнообразие древесных пород на участке (0.34), сомкнутость крон деревьев (0.31), высота (0.45) и покрытие подлеском (0.31).

Хохлатая синица обнаруживает положительную корреляцию с объёмом крон хвойных деревьев (0.35) и, в частности, сосен (0.34), и отри-

цательную – с преобладанием лиственных пород в первом ярусе (-0.56), с многоярусными участками леса (-0.38). С возрастанием количества хвойных деревьев (сосен) на единицу площади встречаемость птиц увеличивается. Однако, в слишком загущенных насаждениях, где густота деревьев отрицательно влияет на развитие их крон, численность хохлатой синицы снижается. Сомкнутость деревьев в местах обитания хохлатых синиц в среднем составляет 0.4, высота сосен 18.7 м, высота их крон – 8.9 м.

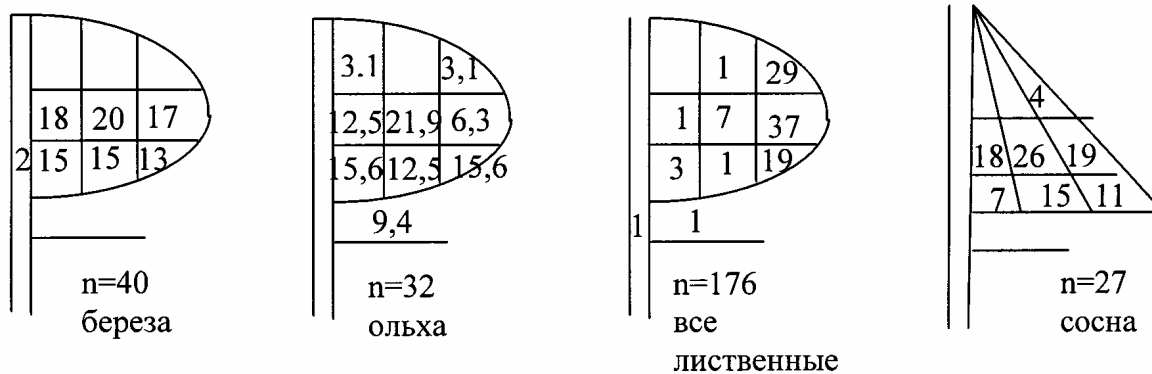
Сравнительный анализ местообитаний птиц позволяет выявить наиболее специфические показатели пространственного распределения синиц. Большая синица предпочитает негустые участки преимущественно лиственного леса с хорошо развитым подлеском и подростом. Лазоревка выбирает участки с высокими лиственными деревьями с большим объёмом кроны. Для хохлатой синицы необходимо наличие раскидистых хвойных деревьев, преимущественно сосен. Пухляк селится в лесах различного породного состава, чаще встречаясь в хвойных насаждениях с хвойным подлеском.

Характер местообитаний синиц определяется распределением предпочитаемых каждым видом кормовых субстратов, или микростаций. По нашим наблюдениям, большая синица предпочитала кормиться во внутренних и средних частях кроны дерева (рис. 2, 4), где располагаются толстые скелетные ветви, от которых отходят ветви второго и третьего порядков. При этом ветки расположены более упорядоченно, чем на периферии, и на большем расстоянии друг от друга.

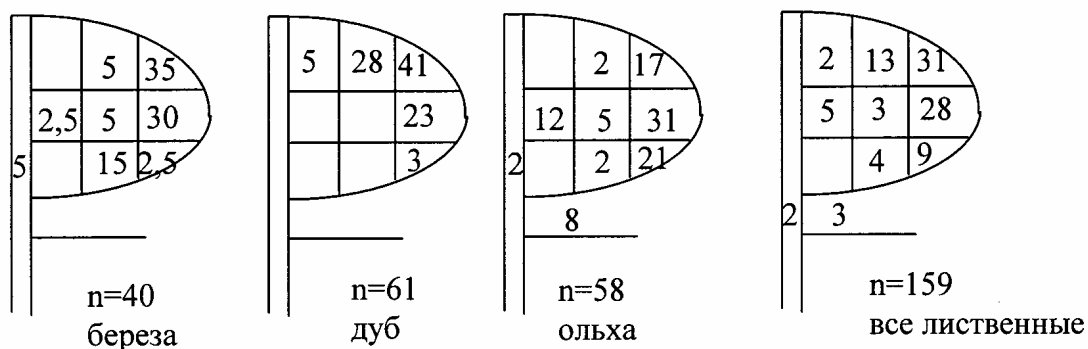
На лиственных деревьях большая синица предпочитала кормиться в средних и нижних частях крон, избегая только самых верхних, и осматривала их от ствола почти до кончиков веток (рис. 2). Иногда синица кормилась на хвойных деревьях. На соснах предпочитала внутренние участки, не поднимаясь высоко в крону, осматривала сухие сучья под кроной, прыгая вокруг ствола, и реже встречалась в средних частях крон. Охвоенных ветвей избегала (рис. 2). Нередко большая синица кормилась в подросте и подлеске на высоте 1-5 м (рис. 3). Структура веток подроста соответствует структуре средней части кроны большого дерева. Поэтому большая синица использует в этом случае почти всю крону, за исключением самых концевых веточек.

При поиске пищи большая синица передвигалась по прочным ветвям, скелетным (30%) или тонким (12%), со средним диаметром 17.4 мм (табл. 1). В момент схватывания корма присадами ей нередко (29%) служили более тонкие ветки со средним диаметром 5.9 мм (табл. 2). Половину добычи большая синица брала с листьев (57%) деревьев и подроста, с тонких ветвей – всего 9% (табл. 3). Здесь её привлекают развилки ветвей, отставшая кора, трещины, в которых птицы отыскивают спрятавшихся беспозвоночных.

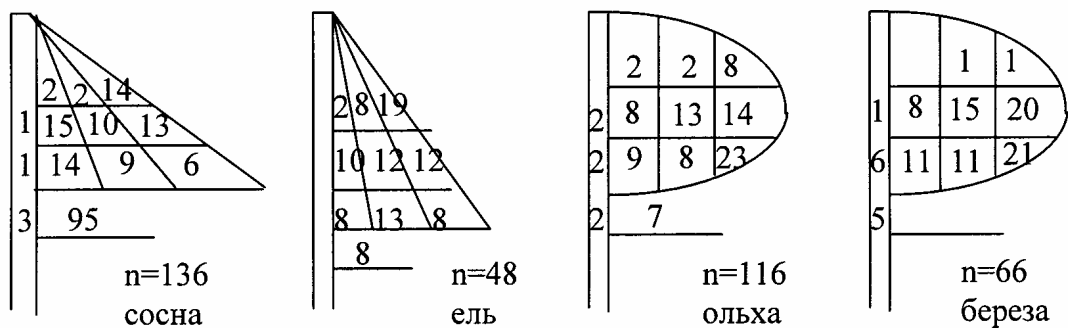
Parus major



Parus caeruleus



Parus montanus



Parus cristatus

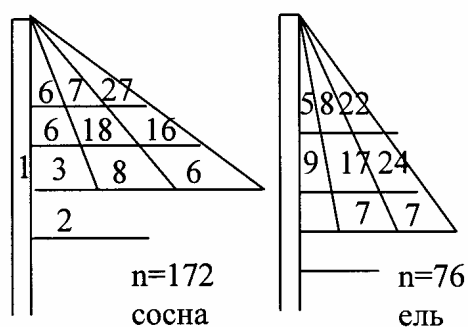


Рис. 2. Использование синицами участков крон различных пород деревьев при добывании корма в гнездовой период. Цифры – % от общего числа встреч *n*.

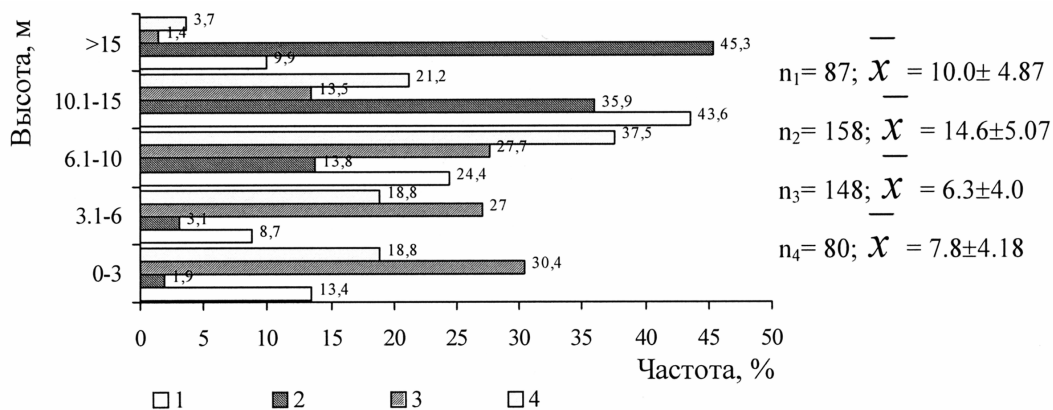


Рис. 3. Высота кормёжки *P. major* (1), *P. caeruleus* (2), *P. montanus* (3) и *P. cristatus* (4).

$\bar{X}$ – средняя высота кормёжки. Различия между парами видов статистически значимы

$\chi^2 = 52.6-296.5$; $df = 4$, $P < 0.05$, за исключением пар *P. cristatus* – *P. montanus*

($\chi^2 = 8.65$; $df = 3$; $P > 0.05$), *P. cristatus* – *P. major* ($\chi^2 = 17.86$; $df = 4$, $P > 0.05$).

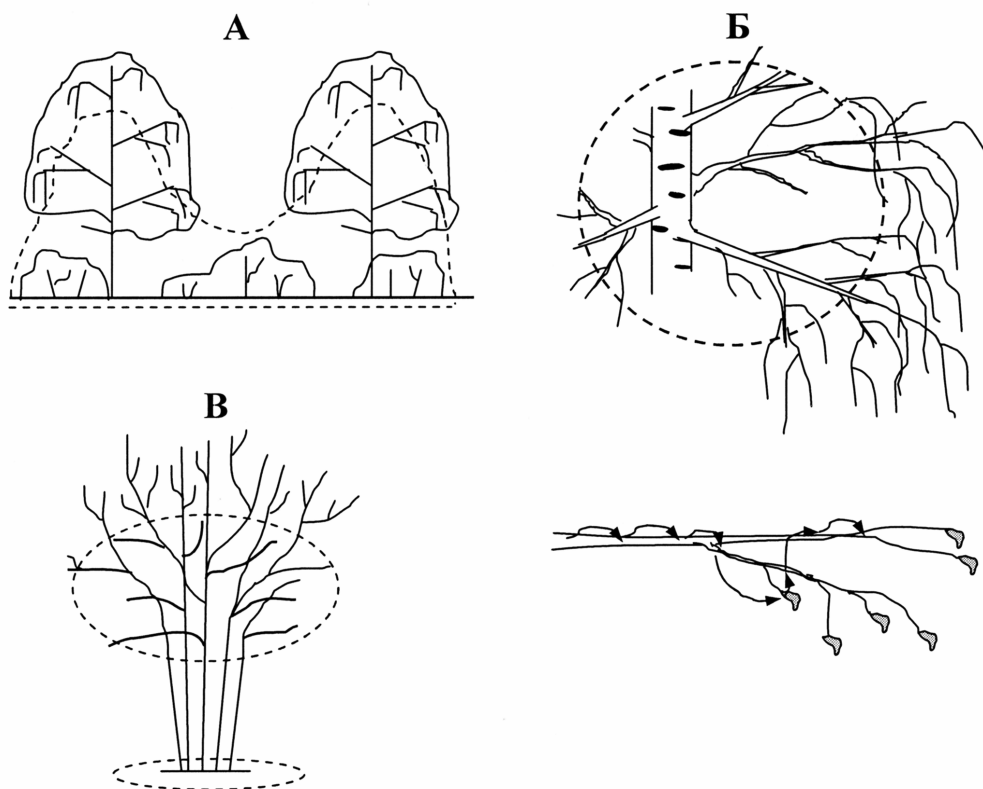


Рис. 4. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение зоны кормёжки (микростанции) большой синицы *Parus major* на деревьях (Б), кустарнике (В).

Пунктирной линией обозначены места кормёжки птиц, стрелками – направления передвижений птицы.

Согласно нашим наблюдениям, лазоревка на всех породах деревьев кормилась преимущественно в периферических наружных частях крон на значительной высоте (рис. 2, 3, 5), где располагается основная масса тонких олиственных веточек, растущих в разных направлениях на близком расстоянии друг от друга. Внутренние безлистные части кроны она использовала крайне редко. При этом распределение лазоревок в кроне дерева зависит от структуры его кроны: чем больше света

проникает внутрь и чем больше там развивается молодых побегов и листьев, тем полнее используют такую крону при кормежке лазоревки. При кормежке на деревьях со свисающими гибкими ветвями и мелкими листьями (берёза, ива) лазоревка брала корм с листьев, подвешиваясь к веткам. На деревьях с жесткими концевыми ветками и крупными или подвижными листьями, таких как у клёна и вяза или осины и тополя, в поисках корма птица перемещалась по веткам вдоль, а при добывании пищи подвешивалась на листья.

Таблица 1. Места передвижений синиц при поиске корма на древесной и кустарниковой растительности (%)

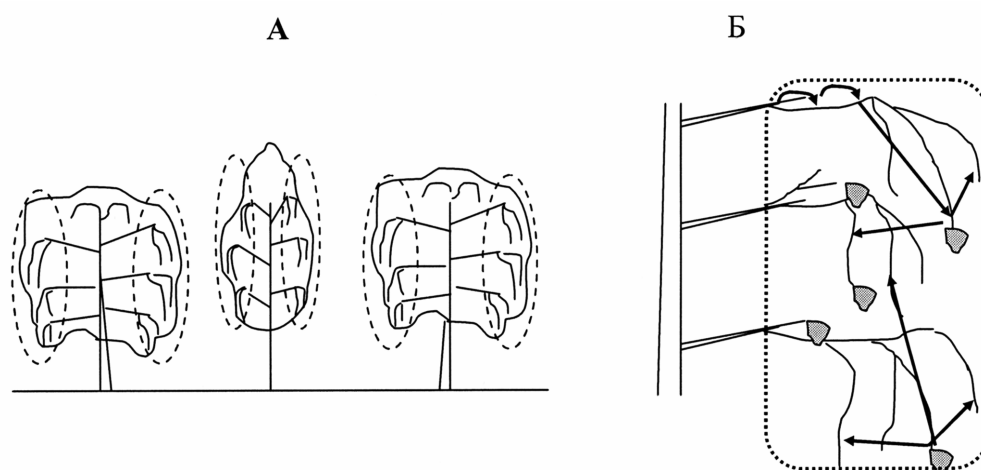
Субстраты	<i>Parus major</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus montanus</i>	<i>Parus cristatus</i>
Земля	7	–		1
Валежник	–	–	1	1
Подрост, подлесок:	40	2	15	5
Листва / хвоя	1	–	1	–
Ветви	39	2	14	5
Деревья:	53	98	84	93
Ствол	3	1	4	1
Скелетные ветви	30	16	27	36
Тонкие ветви	12	65	25	19
Сухие ветви	6	8	21	18
Листья, хвоя	2	8	7	19
Всего регистраций	190	85	423	177

Таблица 2. Присады, используемые синицами, во время кормёжки на древесной и кустарниковой растительности (%)

Субстраты	<i>Parus major</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus montanus</i>	<i>Parus cristatus</i>
Земля	15	–	–	1
Валежник	3	–	1	1
Подрост, подлесок:	43	3	20	2
Листва / хвоя	8	1	9	–
Ветви	35	2	11	2
Деревья:	39	97	79	96
Ствол	4	2	6	1
Скелетные ветви	3	1	7	9
Тонкие ветви	29	43	32	20
Сухие ветви	1	4	10	18
Листья, хвоя	1	43	23	44
Соцветия, шишки	1	4	1	4
Всего регистраций	72	134	340	142

Таблица 3. Местонахождение кормового объекта во время кормёжки синиц (%)

Субстраты	<i>Parus major</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus montanus</i>	<i>Parus cristatus</i>
Воздух	—	—	0,5	1
Земля, трава	15	—	0,5	1
Подрост, подлесок:	17	2	20	2
Листва / хвоя	17	2	14	1
Ветви	—	—	6	1
Деревья:	68	98	79	96
Ствол	4	1	12	1
Скелетные ветви	7	1	5	5
Тонкие ветви	9	5	11	3
Сухие ветви	5	5	6	12
Лишайники на вет- вях	2	—	2	12
Листья, хвоя	40	76	41	55
Соцветия, шишки	1	10	2	8
Всего регистраций	98	89	416	130

Рис. 5. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормёжки (микростации) (Б) лазоревки *Parus caeruleus* в лесных местообитаниях.

Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками – направления передвижений птицы.

При поиске корма лазоревка чаще всего (65%) перемещалась по тонким, реже (16%) по скелетным ветвям (табл. 1). По сравнению с другими синицами, она использовала при кормёжке самые тонкие ветви со средним диаметром 7.7 мм (при перемещениях) и 4.3 мм (в момент схватывания корма). Обнаруженную добычу птицы склёвывали, подвесившись к тонкой ветке или на лист, реже извлекали беспозвоночных из трещин ветвей и из скрученных листьев (табл. 3).

При выкармливании птенцов пухляк полностью обследовал кроны хвойных и лиственных пород от стволов до кончиков веток, равномерно

используя все ярусы леса от подлеска до вершин деревьев (рис. 3, 6). На хвойных породах птицы не отдавали предпочтения ни одному из участков крон, а на лиственных – тяготели к наружным частям. После гнездового периода используемый объём крон сужается – птицы почти не встречались во внешних частях кроны и три четверти корма добывали на стволах и во внутренних частях крон как хвойных, так и лиственных пород деревьев. Обнаруженные изменения статистически значимы ($\chi^2 = 27.81$, $k = 10$, $p < 0.05$).

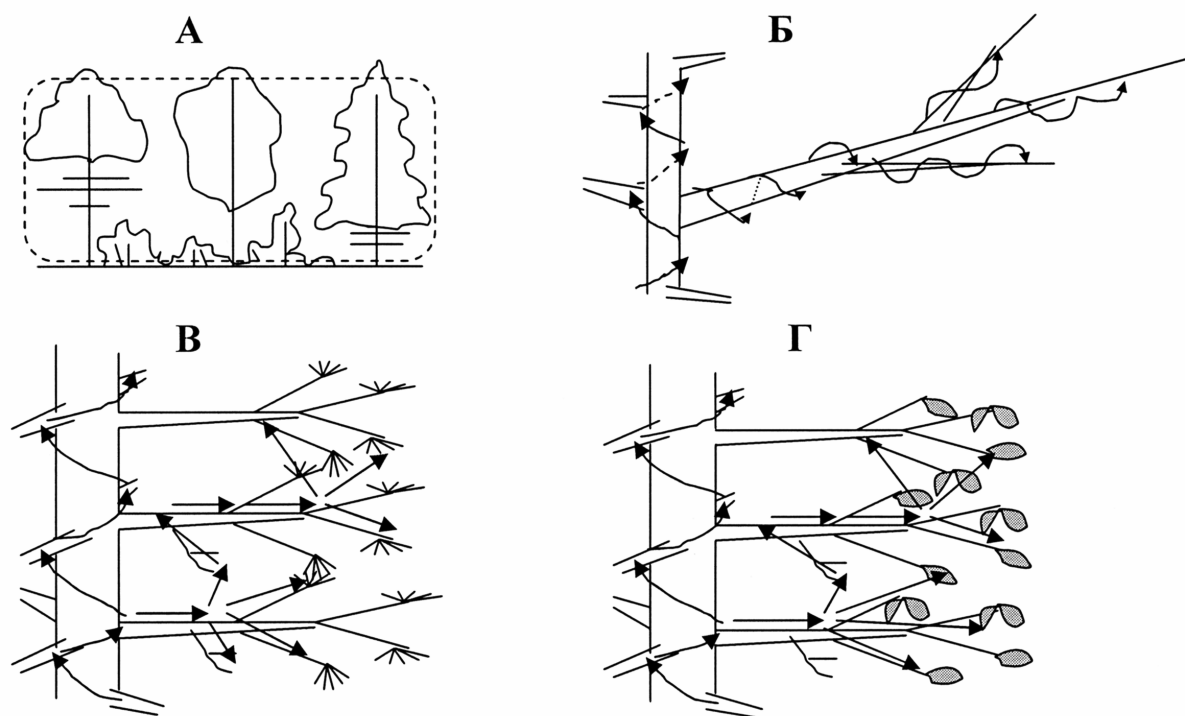


Рис. 6. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормёжки (микростаций) пухляка *Parus montanus* в сосновом лесу с конца июня (Б) и в сосновом лесу (В) и в ольшанике (Г) в гнездовой период.

Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками – направления передвижений птицы.

Передвигались птицы как по сухим толстым сучьям и скелетным ветвям, так и по тонким охвоённым веткам и хвое (табл. 1). Значительную часть корма пухляк брал с хвои, иногда осматривал шишки (в сумме 43%) (табл. 3). Из укрытий на стволах и мёртвых сучьях, а также с живых ветвей 1-2-го порядка и поверхности тонких охвоённых ветвей птицы добывали корма гораздо реже.

Хохлатая синица чаще всего кормилась среди тонких охвоённых ветвей сосен и елей. Такие ветви густые и жёсткие, для них характерно ветвление в горизонтальной плоскости, поэтому ближе к наружному краю они образуют более или менее горизонтальные (иногда с почти сплошной поверхностью) плоскости-платформы, расположенные в несколько ярусов, обладающие значительной прочностью (рис. 7). Такие особенности структуры дерева с возрастом утрачивают в нижних час-

тях кроны, но сохраняют в верхних. Это определяет предпочтение синицами верхних и средних наружных участков крон (рис. 2). Иногда птицы в поисках корма спускались ниже и кормились на высоте 3-6 м, в подлеске из можжевельника, в еловом подросте или на валежнике. На землю спускались редко (рис. 3).

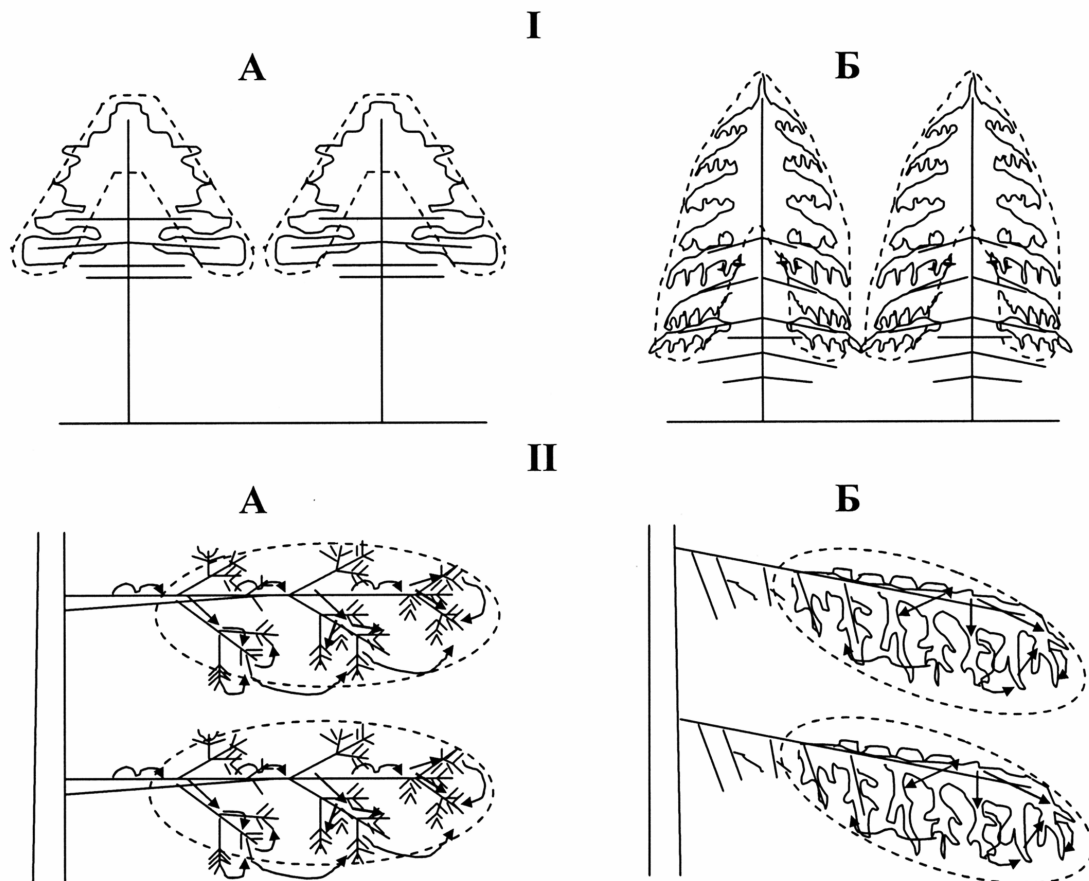


Рис. 7. Пространственное распределение (I) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормёжки (микростаций) (II) хохлатой синицы *Parus cristatus* в сосняке (А) и в ельнике (Б).

Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками – направления передвижений птицы.

При поиске корма хохлатая синица предпочитала передвигаться по скелетным ветвям (36%), но при добывании корма, который она находила в основном среди хвои (55%), присадой ей служили более тонкие ветви (20%) или птицы цеплялись непосредственно за хвою (44%). Сухие сучья, с трещиноватой корой, часто поражённые вредителями, птицы осматривали в 18% случаев (табл. 1-3).

Кормовое поведение синиц

Синиц обычно относят к собирателям извлекателям – видам, способным добывать корм путём подвешивания к ветвям деревьев и расклёвывания скрытых кормовых объектов (Преображенская 1998). Однако часто видоспецифическая стратегия синиц наиболее полно ис-

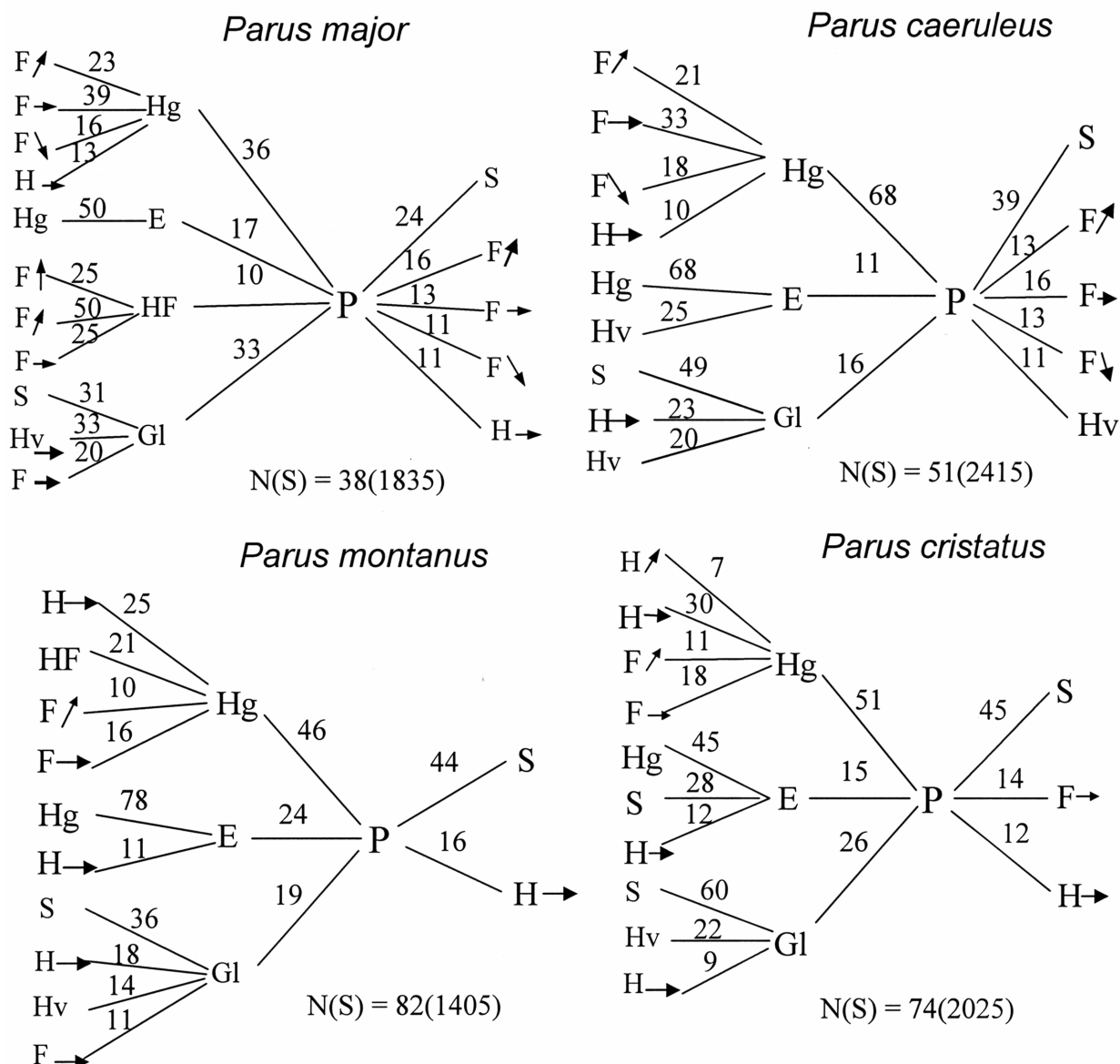


Рис. 8. Последовательность и частота кормовых маневров синиц.

N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полёт, H – прыжок, Hv – прыжки вдоль ветки, Hg – подвешивание, E – извлечение. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления прыжков и полётов.

пользуется в послегнездовой период (Марочкина, Шемякина 2003). Летом при выкармливании птенцов синицы предпочитают охотиться на открыто живущих беспозвоночных.

Несмотря на сходство общей стратегии поведения, манеры кормового поведения синиц в гнездовой период отличаются. Большая синица во время охоты передвигалась вдоль ветвей от ствола к периферии и склёвывала обнаруженную добычу непосредственно с субстрата или извлекала скрытые пищевые объекты после подвешивания или бросков с зависанием.

Обычно большая синица в поисках пищи перелетала или перепрыгивала по веткам, останавливаясь на 1-3 с для высматривания до-

бычи или возможного места её локализации, затем двигалась дальше. Высмотрев добычу, птица приближалась к ней прыжками вдоль ветки или подлетала преимущественно в горизонтальном направлении (рис. 8, 9, 11). При схватывании пищевого объекта с субстрата, на который она не может повеситься, большая синица чаще, чем другие синицы, использовала «зависание» и «броски к субстрату» (рис. 8, табл. 4).

Таблица 4. Значение некоторых показателей кормового поведения четырёх видов синиц

Показатели кормового поведения	<i>Parus major</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus montanus</i>	<i>Parus cristatus</i>
Маневр, %				
Собирание	43.5	18.9	26.8	30.2
Бросок на субстрат	3.8	3.1	2.9	2.6
Бросок с зависанием	11.5	1.0	1.9	6.0
Подвешивание	41.2	77.0	68.3	60.4
Погоня за насекомым	—	—	—	0.8
Атака, %				
Склевывание	81	87	81	75
Извлечение	19	13	19	25
Из всех с дотягиванием	18	7	6	13
<i>Всего регистраций</i>	<i>131</i>	<i>196</i>	<i>104</i>	<i>116</i>
Средняя длина перемещений, м	0.54	0.18	0.54	0.36
Перемещения прыжками, %	45.5	34.4	41.1	61.5
Длительность высматривания добычи, с	2.7	1.5	1.4	1.6
Число клевков за 1 мин. охоты	2.4	5.2	9	4.4
Общее число маневров за 1 мин. охоты	42	46	50	46
<i>Время наблюдений, мин.</i>	<i>31</i>	<i>40</i>	<i>24</i>	<i>34</i>

После клевка большая синица обычно начинала новую серию кормовых движений с высматривания добычи, реже она продолжала перемещаться вдоль ветки в горизонтальном направлении. Полёты в направлении «выше» и «ниже» обычно следовали после бросков (рис. 9). Длина перемещений большой синицы в среднем составляла около 0.5 м (рис. 10). Как правило, птица перемещалась по веткам прыжками длиной 10-15 см (59% всех прыжков) или перелетала и совершала броски на 0.3-1.0 м (74% прыжков и полётов).

Наиболее обычный способ кормёжки лазоревки состоял в том, что птица после высматривания совершала полёт или прыжок (обычно «горизонтально» или «выше»), подвешиваясь к тонким веткам или листьям (рис. 8). «Подвешиванию» предшествовали полёты в направлении «горизонтально», «выше» и «ниже» или серия горизонтальных прыжков.

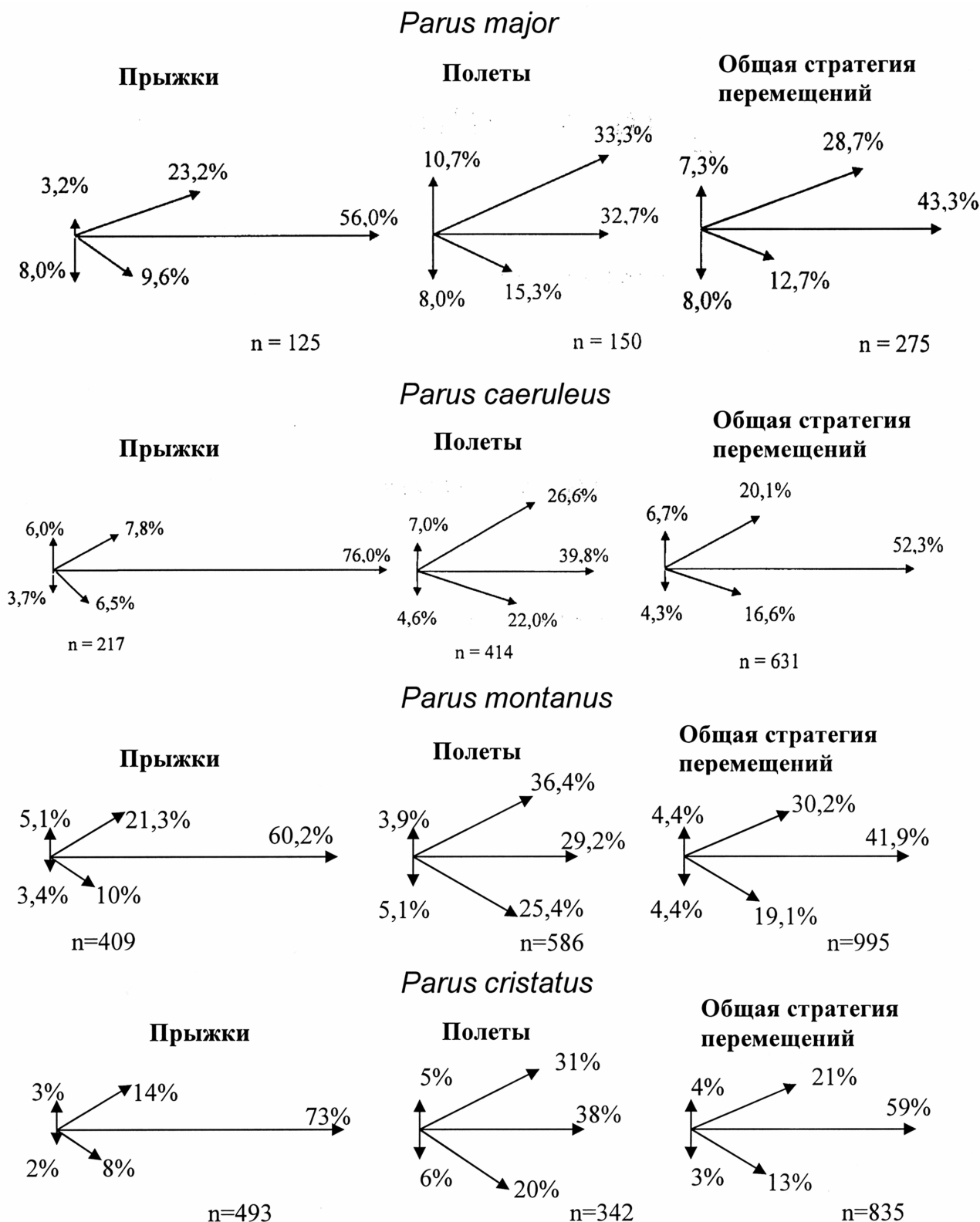


Рис. 9. Направления прыжков, полётов и общая стратегия перемещений у четырех видов синиц.

Различия в парах *P. cristatus* – *P. major*, *P. cristatus* – *P. montanus*, *P. montanus* – *P. caeruleus* в направлениях прыжков статистически значимы: $\chi^2 = 18.5-23.64$; $df = 4$, $P < 0.05$. Различия между *P. montanus* – *P. major*, *P. cristatus* – *P. major* статистически незначимы: $\chi^2 = 5.69-10.29$; $df = 4$, $P > 0.05$. Различия в направлениях полётов статистически незначимы для каждой пары видов: $\chi^2 = 3.96-7.98$; $df = 4$, $P > 0.05$, за исключением пар *P. montanus* – *P. caeruleus* и *P. montanus* – *P. major*: $\chi^2 = 17.98-21.17$; $df = 4$, $P < 0.05$.

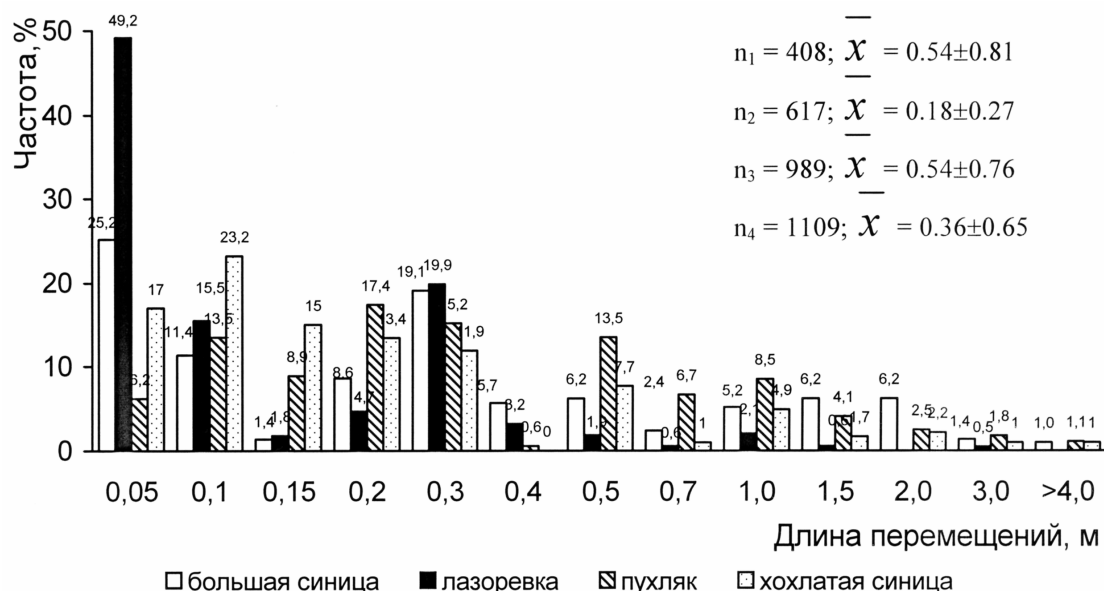


Рис. 10. Частота использования перемещений разной длины большой синицей *Parus major*, лазоревкой *P. caeruleus*, пухляком *P. montanus* и хохлатой синицей *P. cristatus*.

Различия статистически значимы для каждой пары видов: $\chi^2 = 197.93-578.61$; $df = 12$, $P < 0.05$.

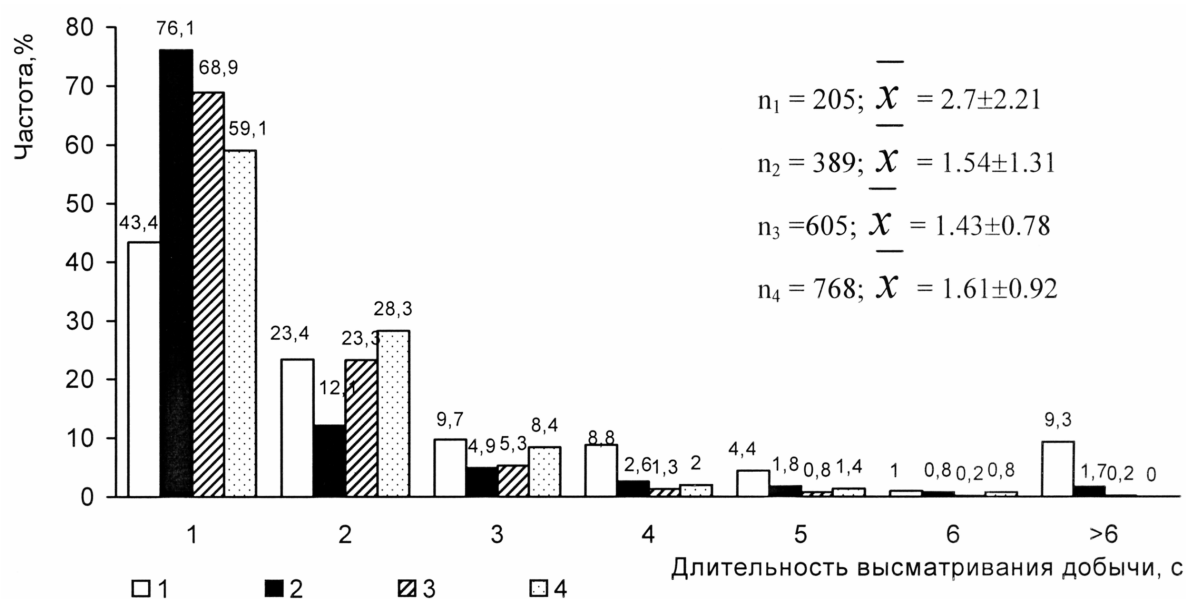


Рис. 11. Длительность высматривания добычи у большой синицы *Parus major* (1), лазоревки *P. caeruleus* (2), пухляка *P. montanus* (3) и хохлатой синицы *P. cristatus* (3).

Различия статистически значимы для каждой пары видов: $\chi^2 = 33.23-115.52$; $df = 6$, $P < 0.05$, за исключением пары *P. cristatus* – *P. montanus* ($\chi^2 = 18.87$; $df = 5$, $P > 0.05$).

В 11% случаев лазоревка извлекала скрытых беспозвоночных из скрученных листьев или трещин коры ветвей. «Извлечению» обычно предшествовали «подвешивание» или серия прыжков вдоль ветки. Иногда лазоревка собирала пищевые объекты с поверхности ветвей и листьев. «Броски на субстрат» и «зависания» она использовала крайне редко (табл. 4). После клевка лазоревка высматривала следующую добычу с этого же места или сразу перелетала и подвешивалась к сле-

дующей ветке. Иногда после клевка птица совершала серию прыжков вдоль ветки, затем осматривалась или подвешивалась. Продолжительность высматривания добычи обычно составляла 1-3 с и редко превышала 5 с (рис. 11).

При кормёжке в наружных участках крон лазоревке нет необходимости совершать длинные перемещения: 96% всех перемещений не превышало 0.5 м (рис. 10). Лазоревка во время поиска корма обычно перелетала с ветки на ветку в разных направлениях (65% перемещений составляли полёты). Преобладали полёты в горизонтальном направлении (рис. 9). Лазоревка также совершала короткие прыжки длиной 5-15 см вдоль веток, подбираясь к их концевым участкам, поэтому большая часть прыжков (76%) совершалась в горизонтальном направлении.

Характерная особенность кормового поведения пухляка – разыскивание пищи по всему дереву снизу до верху и от ствола до кончиков веток. По нашим наблюдениям, для пухляка характерны два способа добывания корма, которые он применяет в зависимости от кормности местообитаний, погодных условий, присутствия других видов, периода жизни. Первый способ – поверхностное обследование всех частей кроны при быстром перемещении с ветки на ветку в разных направлениях и, нередко, поиск корма на периферии крон при подвешивании к листьям или хвое; второй – винтообразное передвижение небольшими прыжками вокруг ветвей, в основном скелетных, и тщательный их осмотр (рис. 6). Первый способ пухляк использует во время выкармливания птенцов, второй – преимущественно после сезона гнездования. При выкармливании птенцов пухляк редко собирает скрыто лежащие пищевые объекты (11-24%). После периода гнездования с конца июня такие объекты становятся преобладающими в рационе пухляка (62%). Известно также, что пухляк может использовать две стратегии обследования деревьев: 1) долго кормиться на одном дереве, а потом перелетать на другое, причём не соседнее, а через несколько деревьев; 2) часто перелетать с дерева на дерево (Правосудов 1983). В целом, несмотря на различия в выборе микростаций, манера поведения пухляка сходна во всех местообитаниях: птицы склёвывали или извлекали добычу во время подвешивания (65%), которому чаще всего предшествовали горизонтальные прыжки. Прежде чем подвеситься на хвою сосен, пухляк обычно некоторое время трепетал на месте, выбирая место для посадки (рис. 8). После клевка новая серия кормовых маневров обычно начиналась с осматривания или с горизонтальных прыжков.

Пухляк почти не тратил время на высматривание добычи и искал её по ходу движения или приостанавливаясь на 1-2 с (рис. 11). Иногда птицы в поисках корма осматривали стволы, прыгая вокруг них с вет-

ки на ветку по спирали. При поиске корма пухляк обычно прыгал или перелетал на короткие расстояния, от 5 до 50 см, и чаще всего перемещался в горизонтальном направлении (42%) (рис. 9, 10). На хвойных породах деревьев предпочитал перемещаться прыжками (43% от всех перемещений), на лиственных – чаще использовал полёты (67%) с большей средней длиной (0.74 м и 0.58 м, соответственно).

Таким образом, благодаря коротким разнонаправленным перемещениям и их высокой интенсивности, пухляки тщательно осматривают в поисках корма всю крону дерева от её основания до вершины и от ствола до охвоённых кончиков веток.

Хохлатая синица предпочитала кормиться на хвойных деревьях, преимущественно на соснах. Характерная особенность поведения этих синиц – короткие преимущественно горизонтальные перемещения по тонким охвоённым веткам и склевывание или извлечение добычи при помощи подвешивания. При кормёжке на деревьях хохлатая синица чаще всего выполняла кормовые маневры в следующей последовательности: прыжок горизонтально сверху по ветке – подвешивание – клевок – высматривание – прыжок горизонтально (рис. 8). Добычу она высматривала во время движения, подвешиваясь к хвое на концах веток, или делала непродолжительные остановки (чаще на 1-2 с), выбирая дальнейшее направление перемещений (рис. 11). Как правило, синица осматривала широкие горизонтальные поверхности, которые образуют ветви хвойных деревьев ближе к наружному краю, прыгая по ним сверху в горизонтальном направлении (71% прыжков на елях, 73% на соснах) (рис. 9). При этом траектория движения не прямолинейна, а разнонаправлена.

Большинство прыжков и полётов имели длину от 5-15 до 50 см (рис. 10). При обследовании охвоённого конца ветки хохлатая синица совершала короткие перемещения (< 5 см). Затем она перелетала на другую ветку, иногда расположенную на значительном расстоянии от первой или даже на другом дереве. На «собрание» (птица сидит на ветке или перепрыгивает по ней, собирая корм с ближайшей поверхности) приходится 26%.

Экологическая сегрегация синиц

Судя по нашим наблюдениям и литературным данным, плотность населения разных видов синиц достигает максимума в разных типах леса. Так, хохлатая синица и московка предпочитают хвойные насаждения, причем первая тяготеет к сосновым лесам, редко встречается в участках смешанного леса и избегает чисто лиственных насаждений (Дементьев, Гладков 1954; Snow 1954; Herrera 1981;), а второй – к лесам с преобладанием ели в составе древостоя (Бардин 1983; Преображенская 1990; Симкин 1990; Елаев 1997; и др.). Хохлатая синица

предпочитает спелые и перестойные высокоствольные одноярусные леса с преобладанием сосны в составе первого яруса, но не избегает и молодых сосновых насаждений (Бардин 1975; Гавлюк 1977). Как было сказано выше, в местах кормёжки хохлатых синиц густота и объём кроны хвойных деревьев были в среднем в два раза выше, чем на участках, на которых эти синицы не кормились.

Большая синица и лазоревка заселяют преимущественно смешанные и лиственные насаждения с участием широколиственных пород (дуб, вяз, ольха) (Palmgren 1930; Tinbergen 1946; Осмоловская, Формозов 1950; Kluuver 1951; Hartley 1953; Gibb 1954; Snow 1954; Лэк 1957; Partridge 1974; Морозов 1987; Лазарева и др. 1988; Преображенская 1998; Боголюбов 1989; Марочкина, Чельцов 2004; и др.).

Большая синица в значительно большей степени, чем лазоревка, приспособлена к жизни в разнообразных лесных биотопах: лиственных, приручьевых смешанных лесах, пойменных ивняках. Малопривлекательными для неё являются во всех частях ареала участки чисто хвойного леса и слишком густые заросли. Большая синица тяготеет к участкам старых разреженных лиственных лесов с густым высоким подлеском и подростом (Осмоловская, Формозов 1950; Hartley 1953; Gibb 1954; Щербаков 1956; Мальчевский 1959; Птушенко, Иноземцев 1968; Панов 1973; Бардин 1975; Зимин 1978; Симкин 1990; Елаев 1997; и др.).

Лазоревка в своем распространении более тесно, чем большая синица, связана с лиственным лесом (Осмоловская, Формозов 1950; Kluuver 1951; Лэк 1957; Птушенко, Иноземцев 1968; Partridge 1974; Морозов 1987) и в хвойных лесах встречается редко (Snow 1954; Gibb 1960; Иноземцев 1962; Ивлиев, Соколов 1978; Бардин 1983). Она избегает сплошных лесных массивов и селится в основном по опушкам, около вырубок, на сельскохозяйственных землях с отдельными куртинами леса. Наиболее характерные станции для этого вида – дубовые рощи, черноольшаники, ивовые леса вдоль рек и озёр, сады, парки и даже отдельные группы деревьев (Осмоловская, Формозов 1950; Snow 1954; Partridge 1974; Бардин 1975; Боголюбов 1989). По результатам наших исследований, лазоревка селится в лиственных и смешанных лесах на разреженных или среднесомкнутых участках, где растут высокие лиственные деревья с раскидистыми кронами и отсутствует Густой подлесок.

Пухляк более или менее равномерно населяет различные биотопы, отдавая предпочтение лесам с участием хвойных деревьев (Птушенко, Иноземцев 1968; Ивлиев, Соколов 1978; Елаев 1997; и др.). Типичными местами обитания являются сосновые боры, сосняки с примесью различных лиственных пород, нередко располагающиеся вблизи сфагновых болот, еловые и елово-лиственные леса со старыми деревь-

ями и трухлявыми пнями. В смешанных лесах выбирает участки с преобладанием сосен или елей (Бардин 1983; Карелин 1984; Никифоров и др. 1989).

Таким образом, сравнительный анализ показал наличие существенных различий в биотопическом распределении синиц. Большая синица и лазоревка заселяют преимущественно лиственные или смешанные леса, хохлатая синица – хвойные, главным образом сосновые, пухляк – леса различного породного состава, немного чаще встречаясь в лиственно-еловых. Для большой синицы необходимо наличие хорошо развитого подлеска, для лазоревки – наличие высоких лиственных деревьев с большим объёмом кроны. Для хохлатой синицы значимо развитие крон хвойных деревьев, в частности сосен. Для пухляка имеет некоторое значение увеличение разнообразия состава и структуры растительности, наличие на участке елей.

Характер использования птицами древесных пород, высотных зон и частей крон в лесу неодинаков у разных видов. Наиболее полно набор видов деревьев в лесу используют большая синица и пухляк, наименее полно – лазоревка и хохлатая синица.

Высотные зоны леса используются синицами неравномерно. На небольшой высоте чаще встречаются большая и хохлатая синицы, высоты от 10 до 15 м используются наиболее часто всеми видами. Верхнюю высотную зону предпочитает лазоревка. Характерная особенность пухляка – равномерное использование всех высотных зон леса.

В кроне дерева синицы также распределены неравномерно. Большая синица добывает корм преимущественно в нижних и средних внутренних частях крон деревьев, лазоревка чаще кормится в периферических частях по всему периметру кроны, хохлатая синица – в верхних и средних наружных участках крон, пухляк не отдаёт предпочтения ни одному из участков кроны, немного чаще встречаясь в наружных охвоённых и во внутренних частях у ствола (рис. 2).

В наибольшей степени перекрываются по частям крон ниши хохлатой синицы и лазоревки. Однако экологическая сегрегация этих видов достигается использованием разных пород деревьев: лазоревкой – лиственных, а хохлатой синицей – хвойных, структура крон которых в этих частях отличается от структуры крон лиственных пород.

Вследствие того, что пухляк использует различные участки в кроне дерева, его ниша может перекрываться с нишами всех видов синиц. Однако известно, что пухляк выбирает места кормёжки в зависимости от видов птиц, с которыми он совместно кормится, так что они почти не перекрываются с местами кормления других видов (Hogstad 1978; Правосудов 1983). Также для пухляка характерно особое кормовое поведение в гнездовой период: поверхностный осмотр всех частей кроны при быстром разнонаправленном перемещении с ветки на ветку. Ин-

тенсивность кормежки пухляка среди синиц самая высокая (табл. 4). Второй способ кормежки – винтообразное передвижение по ветвям – за время наших наблюдений пухляки ни разу не использовали в гнездовой период. Этот способ менее продуктивный, и хотя он позволяет собрать количество пищи, необходимое самой птице, обеспечить пищей птенцов она в этом случае, видимо, не может.

Известно, что пухляк часто приносит птенцам мелкую добычу и компенсирует её небольшие размеры большим количеством объектов, приносимых за один раз (Бардин 1976). Вероятно, винтообразное передвижение более видоспецифично, но второй способ позволяет пухляку находить достаточное количество корма в более сложных трофических ситуациях (при выкармливании птенцов, в субоптимальных станциях и др.).

Во всех биотопах, независимо от породы дерева, каждый вид синиц выбирает местообитания с высокой концентрацией предпочитаемого кормового субстрата, структура которого у четырёх видов синиц существенно различается. Для большой синицы – это негустые прочные ветви, расположенные более упорядоченно, чем на периферии, не прогибающиеся под весом птицы, прыгая по которым синицы находят корм тут же или на ближайших тонких олиственных ветвях. Подобная структура обычна в средних частях крон деревьев и в подлеске, где и предпочитают кормиться большие синицы (рис. 2, 4).

Лазоревка кормится в периферических частях крон деревьев, где высока концентрация тонких олиственных веточек, растущих в разных направлениях на близком расстоянии друг от друга (рис. 2, 5).

Добывание корма у хохлатой синицы связано с ветвями хвойных деревьев, структура которых лучше всего соответствует кормовому поведению данного вида. Для хохлатой синицы необходимо наличие своеобразных «плоскостей» из густо ветвящихся в горизонтальной плоскости тонких охвоенных веточек, расположенных в несколько ярусов и обладающих значительной прочностью. Такие плоскостиплатформы располагаются ближе к наружному краю кроны сосен, где и предпочитают кормиться хохлатые синицы (рис. 2, 7).

Набор микростадий, используемых пухляком, очень разнообразен. Собирая корм для птенцов, пухляки обследуют кроны сосен полностью, от стволов до периферических веточек (рис. 2, 6).

Характер передвижения синиц при поиске пищи у разных видов синиц заметно отличается. Лазоревка, в отличие от других, чаще всего перемещается по тонким (65%) ветвям (табл. 1). По сравнению с другими видами синиц, она использует при кормёжке самые тонкие ветви со средним диаметром 7.7 мм (при перемещениях) и 4.3 мм (в момент схватывания корма). Большая и хохлатая синицы во время передвижения в поисках пищи используют примерно одинаковые по

толщине субстраты: скелетные (30% и 36%, соответственно) или тонкие (12% и 19%) ветви дерева, а в момент схватывания корма присадами им часто служат более тонкие ветки (29% и 20%). Однако диаметр используемых ветвей отличается: средний диаметр скелетных ветвей, используемых большой синицей, как самой крупной и тяжёлой из всех синиц, составляет 17.4 мм, при добывании корма – 5.9 мм. Для хохлатой синицы эти показатели составляют 10.8 мм и 8.9 мм соответственно. Хохлатая синица, в отличие от других синиц, при склёвывании добычи часто цепляется непосредственно за хвою (44%). При поиске корма на елях она передвигается по охвоённым частям ветвей (в сумме 59%). Пухляк при перемещении в поисках пищи в равной степени использует как толстые, так и тонкие и сухие ветви, а в момент схватывания корма – тонкие охвоённые ветки и хвою (в сумме 55%) (табл. 1, 2).

Кормовые объекты у всех видов синиц располагаются часто на листьях или хвоинках (табл. 3). Хохлатая синица любит осматривать сухие веточки сосен (18% встреч), покрытые лишайниками, где в сумме находит 24% корма. Пухляк из укрытий на стволах сосен и мёртвых сучьев добывает ещё бóльшую долю корма – 40%.

Известно, что таксономический состав беспозвоночных, используемых синицами в пищу, существенно варьирует в зависимости от сезона, биотопа, обилия пищи, а также от индивидуальных особенностей особи и от возраста птенцов (Betts 1955; Лэк 1957; Милованова 1957; Воропанова 1957; Royama 1970; и др.). Кроме того, на видовом составе пищевых объектов сказывается также различная локализация беспозвоночных на растительности. Различия в питании изучаемых видов синиц слишком незначительны для того, чтобы можно было говорить о какой-либо специализации их в добывании тех или иных таксономических групп беспозвоночных. Поэтому состав пищи не оказывает существенного влияния на кормовое поведение синиц.

Каждый вид синиц обладает специфическим способом поиска и добывания пищи и поэтому кормится в определённых, отвечающих особенностям его поведения микростациях. Характерная особенность кормового поведения синиц – способность добывать корм путём подвешивания к ветвям и листьям деревьев и кустарников. Подвешивание возможно благодаря цепкости их лап, обусловленной морфологическим строением (Промптов 1956). Кроме синиц этим приёмом Пользуются ополовники *Aegithalos caudatus* и корольки *Regulus regulus*. Подвешивание позволяет синицам добывать беспозвоночных из трещин ветвей, осматривать концевые почки и труднодоступные охвоённые концы ветвей, а также ветви снизу (Преображенская 1998). Как было сказано выше, в гнездовой период синицы реже используют подвешивание и чаще схватывают открыто живущих беспозвоночных.

Среди четырёх рассматриваемых видов большая синица отличается наибольшим набором используемых кормовых маневров. В гнездовой период у неё преобладают собирание, а подвешивается она гораздо реже, чем другие синицы (табл. 4). Прыжки и полёты большая синица использует одинаково часто (48% и 52%, соответственно). Лазоревка, в отличие от других синиц, наиболее часто использует при поиске корма короткие перепархивания, после которых обычно следует подвешивание к тонким веткам или листьям (65% перемещений составляют полёты). Для хохлатой синицы, наоборот, характерно использование преимущественно горизонтальных прыжков вдоль веток (перемещение прыжками составляет 69%). Частота использования прыжков и полётов у пухляка изменяется в зависимости от кормёжки на лиственных или хвойных породах. Так, в сосновом лесу перемещения длиной 0.1-0.2 м, составляют 54%, а длиной 0.3-1 м – 34%. В ольшанике доля таких перемещений составляет, соответственно, 32% и 53%. В гнездовой период для пухляка характерно особое кормовое поведение: поверхностный осмотр всех частей кроны при быстром разнонаправленном перемещении с ветки на ветку.

Преобладающие направления перемещений не меняются у разных видов синиц. Обычно синицы в поисках пищи предпочитают перемещаться прыжками преимущественно в горизонтальном направлении вдоль веток или перелетать в разных направлениях на соседние ветки.

В связи с передвижением в наружных частях крон деревьев, где расстояние между веточками невелико, хохлатая синица и лазоревка используют относительно короткие перемещения. Длина прыжков и полётов у большой синицы и пухляка, собирающих корм на более толстых ветвях, расположенных не так густо, как на периферии, немного больше.

Каждый вид, обладая видоспецифическим способом добывания пищи, придерживается определённых участков леса с подходящей для него структурой микростаций. В силу этого каждый тип леса имеет несколько отличное по своему составу синичье население. Так, в ельнике в гнездовой период встречаются пухляк, хохлатая синица и московка (рис. 12). Большая синица предпочитает лиственные деревья и на елях ищет корм очень редко. В то же время при охоте на одном и том же виде дерева, например на ели, синицы выбирают разные участки кроны, архитектура которых больше отвечает особенностям их кормового поведения. Так, пухляк собирает большую часть своих пищевых объектов на неохвоённых ветвях в средней части кроны и на стволах, хохлатая синица – в лапах елей в наружных частях, московка, судя по литературным данным, осматривает только концевые охвоённые побеги периферии верхней части кроны (Иноземцев 1988; Зацаринный 2005). Добывая пищу разными способами в разных уча-

стках кроны, синицы оказываются пространственно разделёнными и поэтому могут успешно сосуществовать в одном биотопе.

Таким образом, у каждого изученного вида кормовое поведение имеет свою специфику и определяет различия в микробиотопическом и биотопическом распределении синиц, а также различия в их питании. В целом специфичные особенности поведения и экологии каждого вида можно охарактеризовать следующим образом.

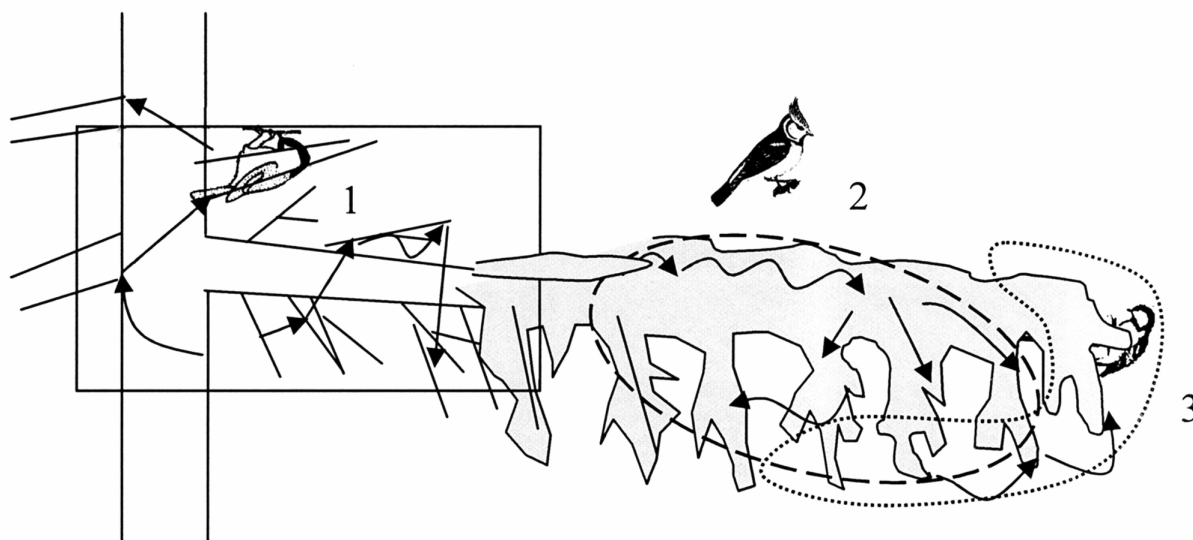


Рис. 12. Схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормёжки (микростаций) пухляка *Parus montanus* (1), хохлатой синицы *P. cristatus* (2) и московки *P. ater* (3) в кроне ели.

Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

Большая синица приспособлена к жизни в разнообразных лесных биотопах: лиственных и смешанных лесах, пойменных ольшаниках и ивняках. Избегает она только участки чисто хвойного леса. Это самая тяжёлая и наименее цепкая из наших синиц. Из-за этого добывание корма у неё связано с прочными ветвями деревьев и кустарников, а также с находящимися рядом с ними более тонкими ветвями и листьями. По толстым ветвям птица передвигается, собирая открыто расположенную добычу или извлекая скрытую. Обнаружив пищевой объект на тонких ветвях или листьях, синица совершает к ним броски или подвешивается на них. Большая синица успешно добывает пищу на большинстве видов деревьев в любом месте кроны, за исключением её периферических частей, где преобладают тонкие гибкие ветви, передвигаться по которым большая синица приспособлена хуже. Удобную для кормёжки большой синицы структуру имеет также подрост и подлесок, где птицы используют почти всю крону, избегая лишь самых верхних, растущих вертикально вверх побегов. Структура растительности, которую использует большая синица, достаточно обычна, что обеспечивает широкое распространение вида.

Лазоревка тяготеет к разреженным (сомкнутость 0.2-0.4) лиственным лесам с негустым подлеском и подростом. Достаточное освещение способствует формированию деревьев с раскидистыми кронами и большим количеством мелких веточек и листьев по периферии, находящихся на относительно близком расстоянии друг от друга. Во время поиска и схватывания пищевых объектов лазоревка совершает короткие броски с подвешиванием на листья и тонкие ветки.

Хохлатая синица чаще всего кормится в верхних и средних наружных частях крон хвойных деревьев. Для неё необходимо наличие своеобразных «плоскостей» из густо ветвящихся в горизонтальной плоскости тонких охвоённых веточек, расположенных в несколько ярусов и обладающих значительной прочностью. Хохлатая синица обычно осматривает охвоённые участки ветвей, прыгая по ним сверху в горизонтальном направлении и склёвывает обнаруженную добычу с хвои и тонких веточек при помощи подвешивания.

Пухляк – наименее специализированный вид. Он селится в лесах различного типа, как лиственных, так и хвойных, отдавая предпочтение участкам с преобладанием хвойных пород. В гнездовой период пухляк в поисках корма передвигается по всем частям кроны дерева и в подлеске: снизу до верху и от ствола до кончиков веток, совершая «беглый» осмотр. Он перемещается в разных направлениях с ветки на ветку и склёвывает или извлекает добычу во время подвешивания.

Литература

- Бардин А.В. 1975. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves). Автореф. дис ...канд. биол. наук. Л.: 1-24.
- Бардин А.В. 1976. Количественная характеристика птенцового корма некоторых видов синиц рода *Parus* // Материалы 9-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс: 12-17.
- Бардин А.В. 1983. Семейство Синицы – Paridae // А.С.Мальчевский, Ю.Б.Пукинский. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Л., 2: 269-299.
- Боголюбов А.С. 1989. Экологические ниши и структура сообществ синиц европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-16.
- Воропанова Т.А. 1957. Питание птиц Вологодской области // Учён. зап. Вологод. пед. ин-та 20: 189-193.
- Гавлюк Э.В. 1977. Экология хохлатой синицы *Parus cristatus* L. // Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та 199: 19-24.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. и др. 1954. Птицы Советского Союза. М., 5: 1-804.
- Елаев Э.Н. 1997. Экология симпатрических популяций синиц (на примере озера Байкал). Улан-Удэ: 1-159.
- Зацаринный И.В. 2005. Особенности кормового поведения московки (*Parus ater*, Paridae) в лесных биотопах Мещерской низменности // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань: 47-61.

- Зимин В.Б. 1978. Материалы по гнездованию большой синицы (*Parus major* L.) в Карелии // *Фауна и экология птиц и млекопитающих таёжного Северо-запада СССР*. Петрозаводск: 17-31.
- Ивлиев В.Г., Соколов Б.В. 1978. Семейство синицевые // *Птицы Волжско-Камского края: Воробьиные*. М.: 48-64.
- Иноземцев А.А. 1962. Материалы по экологии лазоревки и большой синицы в Московской области // *Орнитология* 4: 103-116.
- Иноземцев А.А. 1987. Динамика экологических ниш и правило конкурентного исключения // *Экология* 5: 49-56.
- Карелин Д.В. 1985. Опыт сравнительного анализа биологии двух близкородственных видов синиц – пухляка и сероголовой гаички // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 90, 6: 46-51.
- Лазарева Н.С., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. 1988. Географическая изменчивость пространственных ниш видов синичьих стай зимой // *Экология* 4: 34-38.
- Лэк Д. 1957. *Численность животных и её регуляция в природе*. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц*. Л.: 1-281.
- Марочкина Е.А., Барановский А.В., Чельцов Н.В., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. 2006. Механизмы экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata* и малой мухоловки *Muscicapa parva* // *Рус. орнитол. журн.* 15 (323): 611-630.
- Марочкина Е.А., Чельцов Н.В. 2004. Экологическая сегрегация большой синицы (*Parus major* L.) и лазоревки (*P. caeruleus* L.) в лесных биотопах Окского заповедника // *Экология и эволюция животных*. Рязань: 36-52.
- Марочкина Е.А., Шемякина О.А. 2003. Субъективный фактор в изучении кормового поведения птиц // *Рус. орнитол. журн.* 12 (218): 359-373.
- Милованова Г. А 1957. Материалы по экологии большой синицы в гнездовой период // *Тр. Приокско-террасного заповедника* 1: 266-286.
- Морозов Н.С. 1987. Структура пространственных ниш большой синицы (*Parus major*), лазоревки (*P. caeruleus*) и обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris*) в дубраве московского парка зимой // *Зоол. журн.* 66, 10: 1529-1539.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. 1989. *Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнёзд и яиц*. Минск: 1-479.
- Осмоловская В.И., Формозов А.Н. 1950. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса // *Птицы и вредители леса*. М.: 34-142.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья*. Новосибирск: 1-376.
- Правосудов В.В. 1983. О скорости нахождения пищи синицами в зимний период в условиях северной тайги // *Вестн. Ленингр. ун-та* 21: 16-22.
- Преображенская Е.С. 1990. Кормовое поведение и биотопическое распределение воробьиных птиц Приветлужья // *Экологическая ординация и сообщества*. М.: 79-111.
- Преображенская Е.С. 1998. *Экология воробьиных птиц Приветлужья*. М.: 1-200.
- Промптов А.Н. 1956. *Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц*. М.; Л.: 1-310.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.

- Симкин Г.Н. 1990. *Певчие птицы*. М.: 1-400.
- Щербаков И.Д. 1956. Требование мухоловки-пеструшки и большой синицы к гнездовой станции и искусственному гнездовью // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 81-93.
- Betts M.M. 1955. The food of titmice on oak woodland // *J. Anim. Ecol.* **24**: 282-323.
- Gibb J. 1954. Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest // *Ibis* **96**: 513-543.
- Gibb J. 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations // *Ibis* **102**: 163-208.
- Hartley P.H.T. 1953. An ecological study of the feeding habits of the English titmice // *J. Anim. Ecol.* **22**: 261-288.
- Herrera C.M. 1981. Combination rules among western European *Parus* species // *Ornis scand.* **12**: 140-147.
- Hogstad O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter // *Ibis* **120**: 139-146.
- Kluyver H.N. 1951. The population ecology of Great Tit (*Parus m. major* L.) // *Ardea* **39**: 1-139.
- Palmgren P. 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands // *Acta zool. fenn.* **7**: 1-218.
- Partridge L. 1974. Habitat selection in titmice // *Nature* **247**: 573-574.
- Royama T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.) // *J. Anim. Ecol.* **39**: 619-668.
- Sæther B.E. 1982. Foraging niches in a passerine bird community in a grey alder forest in Central Norway // *Ornis scand.* **13**: 149-163.
- Snow D.W. 1954. The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.) // *Ibis* **96**: 565-585.
- Tinbergen L. 1946. De Sperwer als roofvijand van Zangvogels // *Ardea* **34**: 1-213.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск **362**: 783-784

Встреча сапсана *Falco peregrinus* в Павловском парке (Санкт-Петербург)

Т.П.Дьяконова

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 30 июня 2007

Сапсана *Falco peregrinus* удаётся наблюдать в Петербурге и его окрестностях достаточно редко (Храбрый, Шишкин 2006; Богуславский 2007), поэтому каждая встреча заслуживает упоминания. Мне удалось увидеть двух сапсанов 16 мая 2007 в Павловском парке, в районе Круга белых берёз. День был облачный, ветреный. Около 14 ч над обшир-

ными полянами появилась пара сапсанов. Певшие в паре птицы (дрозды, зяблики, пеночки) мгновенно смолкли, и на время установилась полная тишина. Любопытно, что кормившиеся на открытом месте серые вороны *Corvus cornix* уходили под сень кустов пешком, не издавая ни одного звука. Соколы совершили несколько кругов над этим участком парка, время от времени перекликаясь сигналом «кхе-кхе-кхе...». Один совершил пикирование, но его результат остался неизвестным. Столь же быстро, как появились, сапсаны исчезли.

Литература

- Богуславский А.В. 2007. Наблюдение сапсана *Falco peregrinus* в центре Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **16** (355): 549-550.
- Храбрый В.М., Шишкин А.А. 2006. Материалы по распространению хищных птиц на территории Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **15** (326): 711-720.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск **362**: 784-785

Использование кряквами *Anas platyrhynchos* локального пищевого апвеллинга

А.Г.Резанов

Кафедра биологии животных и растений, Московский городской педагогический университет, ул. Чечулина, д. 1, Москва, 119004, Россия. E-mail: RezanovAG@cbf.mgpu.ru

Поступила в редакцию 7 марта 2007

Многие виды водоплавающих и околоводных птиц используют при добывании корма т.н. локальный пищевой апвеллинг, возникающий при прохождении по мелководью крупных объектов – больших рыб, морских млекопитающих, кораблей (Bruce 1952; Angles 1966; Harrison 1979; Резанов 1986, 1998; и др.), противотечениях и прочих явлениях, вызывающих турбулентность и подъём к поверхности пищевых объектов (Brown, Gaskin 1988).

По наблюдениям автора, кряквы *Anas platyrhynchos*, зимующие на Москве-реке (Коломенское), регулярно кормятся на мелководье у берега и стоя на урезе воды. У берега в результате ветровых и «корабельных» волн постоянно наблюдаются перемешивание придонных и поверхностных водных слоёв, а также нагонные явления, создающие в этой своеобразной экотонной зоне повышенную концентрацию пищевых объектов. Кормящиеся здесь утки используют различные кормовые методы: от «щелокчения» и погружения клюва в набегавшую волну до «перевёртывания» («up-ending») на мелководье. Продолжи-

тельность перевёртываний составила 4-5 с. 15 декабря 1989 при кормёжке крякв у берега (положение на плаву) продолжительность погружения шеи в воду в среднем составила 3.73 ± 1.24 с (lim 1-9 с; $SD = 1.69$ с; $P = 0.001$; $n = 40$).

28 февраля 1995 10 крякв кормились в 2-3 м у переката реки Яузы (ст. Перловская, Московская обл.), используя исключительно «перевёртывание». При этом птицы били лапами по воде, чтобы их не сносило течение. Продолжительность перевёртываний составляло от 3 до 12, в среднем 6.31 ± 1.26 с ($SD = 2.16$ с, $P = 0.001$, $n = 32$).

9 августа 1983 и 8 апреля 1986 я наблюдал интенсификацию кормёжки крякв (6-7 и 3 особи, соответственно) у гранитной набережной Москвы-реки в районе Крымского моста после прохождения судов на подводных крыльях («Ракет»). Волны от кораблей, видимо, вызывали локальный пищевой апвеллинг. В 1986 г. на заливаемых водой ступенях набережной после прохождения волн кормились 2 озёрные чайки *Larus ridibundus* и 1 серая ворона *Corvus cornix*, что-то склёвывая из образовавшихся луж. Данное поведение оценивается как антропогенная модификация кормового поведения (Резанов 1998).

14 октября 1995 на поточном пруду (100×200 м) в Кузьминском лесопарке (Москва) кормились 20 крякв. Утки добывали пищу у самого берега в углу пруда, куда было направлено сильное ветровое течение, нагоняющее сюда пищевые объекты и создающее локальный пищевой апвеллинг. Высота покрытого травой берега была около 0.5 м, и он был заметно подмыт (вероятно, это направление ветра здесь господствовало). Некоторые кряквы кормились под навесом берега. Незначительная глубина воды позволяла уткам использовать только погружение в воду головы и шеи.

Литература

- Резанов А.Г. 1986. Кормятся птицы // *Природа* 6: 44-49.
- Резанов А.Г. 1998. Эволюция антропогенных кормовых методов птиц // *Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов и их отдельные компоненты*. М.: 5-17.
- Angles R. 1966. Feeding association of seabirds with basking sharks // *Brit. Birds* 59, 10: 433-434.
- Brown R.G.B., Gaskin D.E. 1988. The pelagic ecology of grey and red-necked phalaropes *Phalaropus fulicarius* and *Ph. lobatus* in the bay of Fundy, eastern Canada // *Ibis* 130, 2: 234-250.
- Bruce A.J. 1952. Gannets associating with basking sharks and making shallow dives // *Brit. Birds* 45, 11: 420-421.
- Harrison C.S. 1979. The association of marine birds and feeding gray whales // *Condor* 81, 1: 93-95.



Сроки весеннего пролёта птиц в низовьях реки Заравшан

С.Бакаев

Второе издание. Первая публикация в 1978*

Приводятся данные о прилёте птиц некоторых видов по данным наблюдений в 1967-1974 годах (в скобках – крайние даты первых встреч в разные годы).

Весной в низовьях Заравшана (Бухарская область) первыми появляются обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris* (10-22 февраля), белый аист *Ciconia ciconia* (18-21), двупятнистый жаворонок *Melanocorypha bimaculata* (15-22) и черношейная каменка *Oenanthe finschii* (26 февраля – 2 марта).

В марте прилетает 18 видов: обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus* (1-24 марта), удод *Upupa epops* и полевой жаворонок *Alauda arvensis* (2-14), белохвостая пигалица *Vanellochettusia leucura* (5-10), черноголовый ремез *Remiz coronatus* (4-15), пустынная каменка *Oenanthe deserti* (6-10), плясунья *Oenanthe isabellina* (9-11), горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* (8-12), желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* (8-14), маскированная трясогузка *Motacilla personata* (10-16), стервятник *Neophron percnopterus* (12-20), пустынная славка *Sylvia nana* и черноголовая трясогузка *Motacilla feldegg* (14-17), пустынная совка *Otus brucei* и варакушка *Luscinia svecica* (20-25), пёстрый каменный дрозд *Monticola saxatilis* (20-26), сплюшка *Otus scops* и деревенская ласточка *Hirundo rustica* (25 марта – 2 апреля).

В апреле прилетает 17 видов: чёрный стриж *Apus apus* (1-5 апреля), обыкновенная горлица *Streptopelia turtur* и обыкновенный козодой *Caprimulgus europaeus* (1-15), буланный козодой *Caprimulgus aegyptius* (4-10), черноголовый чекан *Saxicola torquata* (9-20), горная трясогузка *Motacilla cinerea* (12-15), вертишейка *Jynx torquilla* (13-18), чеглок *Falco subbuteo* (16-20), ходулочник *Himantopus himantopus* (20-26), чёрный чекан *Saxicola caprata* (20-27), длиннохвостый сорокопут *Lanius schach* (20-29), славка-завирушка *Sylvia curruca* (22), тугайный соловей *Cercotrichas galactotes* (22-25), серая мухоловка *Muscicapa striata* (26), сизоворонка *Coracias garrulus* (20 апреля – 1 мая), жёлчная овсянка *Emberiza bruniceps* (24 апреля – 2 мая), иволга *Oriolus oriolus* (27 апреля – 1 мая), чернолобый сорокопут *Lanius minor* (26 апреля – 5

* Бакаев С. 1978. Сроки весеннего пролёта птиц в низовьях реки Заравшан // 2-я Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. сообщ. Алма-Ата, 1: 82-83.

мая). Последней прилетает обыкновенная кукушка *Cuculus canorus* (2-8 мая).



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 362: 787

О пролёте краснозобой казарки *Rufibrenta ruficollis* в Кургальджинском заповеднике

Н.Н.Андрусенко

Второе издание. Первая публикация в 1978*

Краснозобая казарка *Rufibrenta ruficollis* в Кургальджинском заповеднике отмечается редко во время весенних и осенних перелётов. Малочисленна. Наблюдали её неоднократно: 8 октября 1976 15 казарок пролетело совместно с серыми гусями *Anser anser* с хлебного поля у озера Тенгиз (Сай-Сантас), вторая стайка из 11 птиц отмечена в тот же день на поле совхоза «Коммуна». 17 апреля 1977 наблюдали на днёвке 12 краснозобых казарок в юго-западной части озера Кургальджин (Табиякские разливы), а с 18 по 23 апреля здесь постоянно держались 3 птицы. В конце сентября – первой половине октября 1977 г. у северного побережья Тенгиза трижды отмечали стайки краснозобых казарок из 23 птиц. Известны случаи добычи казарок охотниками.



* Андрусенко Н.Н. 1978. О пролёте краснозобой казарки в Кургальджинском заповеднике // 2-я Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. сообщ. Алма-Ата, 1: 78.